Bulletin de la Société entomologique de France, **117** (4), 2012 : 503-514.

Morphologie comparée des derniers segments du gastre et des genitalia mâles des Vespidae. 2. Sous-famille des Masarinae (Hymenoptera)

par Jacques BITSCH

30 rue du lac d'Oô, F – 31500 Toulouse <colette.bitsch@orange.fr>

Résumé. – Le présent article propose une description des derniers segments du gastre et des genitalia mâles de plusieurs espèces de *Ceramius* et de *Celonites*, ainsi que de *Jugurtia dispar* et de *Masaris vespiformis*, faisant ressortir la grande diversité des structures (anneau basal, gonocoxites, volselles, aedeagus) au sein de la sous-famille des Masarinae. Les caractéristiques morphologiques détaillées de ces diverses structures, jointes à l'étude de la chétotaxie, doivent fournir des données précises utilisables en systématique.

Abstract. – **Comparative morphology of the last gastral segments and male genitalia of Vespidae Masarinae (Hymenoptera)**. This paper is the second part of a more general investigation of the comparative morphology of vespid male genitalia. It provides a description and morphological interpretation of the last gastral segments and of the male genitalia of several species of *Ceramius* and *Celonites*, also of *Jugurtia dispar* and *Masaris vespiformis*, emphasizing the great diversity of the different structures (basal ring, gonocoxites or parameres, volsellae and aedeagus) within the subfamily Masarinae. The detailed morphological characteristics of the male genitalia, combined with observations of their chetotaxy, should provide important taxonomic characters.

Keywords. – Vespidae, Masarinae, male genitalia, comparative morphology.

Les genitalia mâles des Masarinae ont déjà été examinés par divers systématiciens, en particulier par RICHARDS (1962, 1963), GUSENLEITNER (1973, 1990, 1997), MAUSS (1996, 1998) et GESS (1997, 1998, 2007), essentiellement dans le but de permettre la séparation d'espèces voisines. Le présent travail propose une description plus détaillée et une interprétation morphologique des derniers segments du gastre et des genitalia mâles de plusieurs espèces de Masarinae. Ce travail s'inscrit dans une étude plus générale consacrée aux genitalia mâles des Vespidae ; un premier article sur le sujet a traité de la sous-famille des Eumeninae (BITSCH, 2012).

Dans la classification adoptée par RICHARDS (1962), les Masaridae sont considérés comme une famille incluant les Euparagiinae, les Gayellinae et les Masarinae au sein des Vespoidea, cette superfamille comprenant aussi les Eumenidae et les Vespidae. Les analyses cladistiques de CARPENTER (1982) ont conduit à considérer l'existence d'une seule famille, les Vespidae, subdivisée en 6 sous-familles, dont les Euparagiinae en position basale, puis les Masarinae (avec les tribus des Masarini et Gayellini), enfin l'ensemble des Eumeninae, Stenogastrinae, Polistinae et Vespinae. Les Masarinae sont des guêpes solitaires dont les nids, creusés dans le sol ou construits en terre, sont approvisionnés de pollen et de nectar ; à cet égard, les Masarinae s'opposent à la majorité des guêpes qui sont prédatrices, mais se comportent comme la plupart des Apidae (Apidiformes).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les espèces examinées dans le présent travail proviennent de France, d'Espagne et d'Afrique du Nord. En voici la liste :

Ceramius auctus (Fabricius, 1804) (Maroc)
C. fonscolombei Latreille, 1810 (Maroc)
C. lusitanicus Klug, 1824 (Espagne)
C. maroccanus Giordani Soika, 1957 (Maroc)

C. tuberculifer Saussure, 1854 (France)
Celonites abbreviatus (Villers, 1789) (France)
C. afer Lepeletier, 1841 (Algérie)
C. mayeti Richards, 1962 (France)
Jugurtia dispar (Dufour, 1851) (Espagne)
Masaris vespiformis Fabricius, 1793 (Maroc)

L'étude a été faite à l'aide de préparations microscopiques des genitalia, préalablement éclaircis, disséqués, puis montés au baume du Canada. De nombreux dessins ont été réalisés à l'aide d'un tube à dessin adapté à un microscope Wild M20. Les figures données ici sont des représentations réduites et un peu schématisées de quelques-uns des dessins originaux. La nomenclature des pièces composant les genitalia mâles est celle adoptée par BITSCH (2012) (voir plus loin la discussion et le tableau I).

OBSERVATIONS

Les derniers segments du gastre. – Chez le mâle, le gastre se termine par un grand tergite 7 (qui correspond au tergite VIII de l'abdomen, sachant que le premier segment abdominal est incorporé au thorax) et par une plaque ventrale qui, selon l'interprétation de SNODGRASS (1941), résulte de l'union des sternites 7 et 8 (sternites abdominaux VIII et IX). Le tergite 8 du gastre (tergite abdominal IX) forme une petite plaque peu sclérifiée, normalement cachée sous le tergite 7.

Chez *Ceramius tuberculifer*, le tergite 7 du gastre est une grande plaque grossièrement triangulaire, à bord postérieur arrondi (fig. 1). Sa surface est couverte de petites soies, avec des soies raides un peu plus longues sur les côtés. La moitié antérieure du tergite 7 est fortement sclérifiée, sombre, la moitié postérieure translucide, renforcée sur les marges. Le tergite 8 est une petite plaque allongée, faiblement sclérifiée sauf sur ses bords, sa partie postérieure subtronquée munie de grandes soies (fig. 2). La dernière plaque ventrale du gastre est distinctement composée de deux pièces réunies, le sternite 7 en avant, le sternite 8 en arrière (fig. 3). Le bord postérieur (distal) du sternite 8 forme une large saillie médiane à bord arrondi, tandis que son bord antérieur (proximal) se prolonge par un apodème médian (*spiculum gastrale*) court et large.

Le tergite 7 du gastre de *Celonites abbreviatus* forme une plaque fortement convexe, à bord antérieur régulièrement concave limité par une paire de courtes apophyses ; son bord postérieur présente une saillie médiane échancrée, séparée d'une paire de lobes latéraux par de profondes échancrures (fig. 4). La surface du tergite 7 est couverte de petites soies et porte des rangées irrégulières de cupules, c'est-à-dire de petites excroissances fortement sclérifiées du tégument, chaque cupule étant munie en son centre d'une soie fine et courte (visible seulement à fort grandissement). Le tergite 8 est une petite plaque faiblement sclérifiée, élargie à son bord postérieur. Le dernier sternite du gastre apparaît comme une plaque unique, dans laquelle on ne distingue plus les sternites 7 et 8 qui la constituent (fig. 7). Le bord postérieur de cette plaque est régulièrement concave, muni d'une petite dent de chaque côté, non loin de l'angle postéro-latéral du sternite. La moitié postérieure du sternite 7+8 est couverte de petites soies dirigées vers l'arrière ; la cuticule forme aussi de petites cupules semblables à celles du dernier tergite. Le sternite 8 est pourvu d'un apodème médian (*spiculum gastrale*) assez allongé, pointu à son extrémité.

Sur le tergite 7 de *Celonites afer* (fig. 5), les deux dents médiales du bord postérieur sont un peu plus rapprochées que chez *C. abbreviatus* ; le bord postérieur du sternite 7+8 est concave, muni d'une longue pilosité, le *spiculum gastrale* est assez étroit et allongé (fig. 8). Chez *Celonites mayeti*, les deux dents médiales au bord postérieur du tergite 7 sont très rapprochées l'une de l'autre (fig. 6) ; le bord postérieur du sternite 7+8 présente une large échancrure anguleuse munie de courtes soies, le s*piculum gastrale* est assez court, fort (fig. 9).

Les genitalia mâles

Ceramius Latreille, 1810. Chez *C. tuberculifer*, l'anneau basal très court, reconnaissable seulement du côté ventral, est soudé aux gonocoxites. Ces derniers sont allongés, larges à la base (ils forment un grand lobe ventral qui atteint la ligne médiane), puis rétrécis distalement, terminés par un lobe distal élargi et subtronqué à l'extrémité (fig. 10). Les volselles sont sclérifiées, mais peu développées et d'interprétation morphologique difficile. Chaque volselle présente une partie centrale, le corps volsellaire, soudé au bord médio-ventral du gonocoxite correspondant, et un lobe distal pointu, sans doute homologue au digitus. La partie latérale triangulaire, membraneuse, pourrait représenter la cuspis. L'aedeagus est allongé, les valves péniennes atteignant presque la hauteur du lobe distal des gonocoxites. Les valves droite et gauche sont subparallèles, séparées par une aire médiane faiblement sclérifiée. Distalement, un rétrécissement sépare chaque valve pénienne d'une tête non élargie (fig. 11). Cette partie

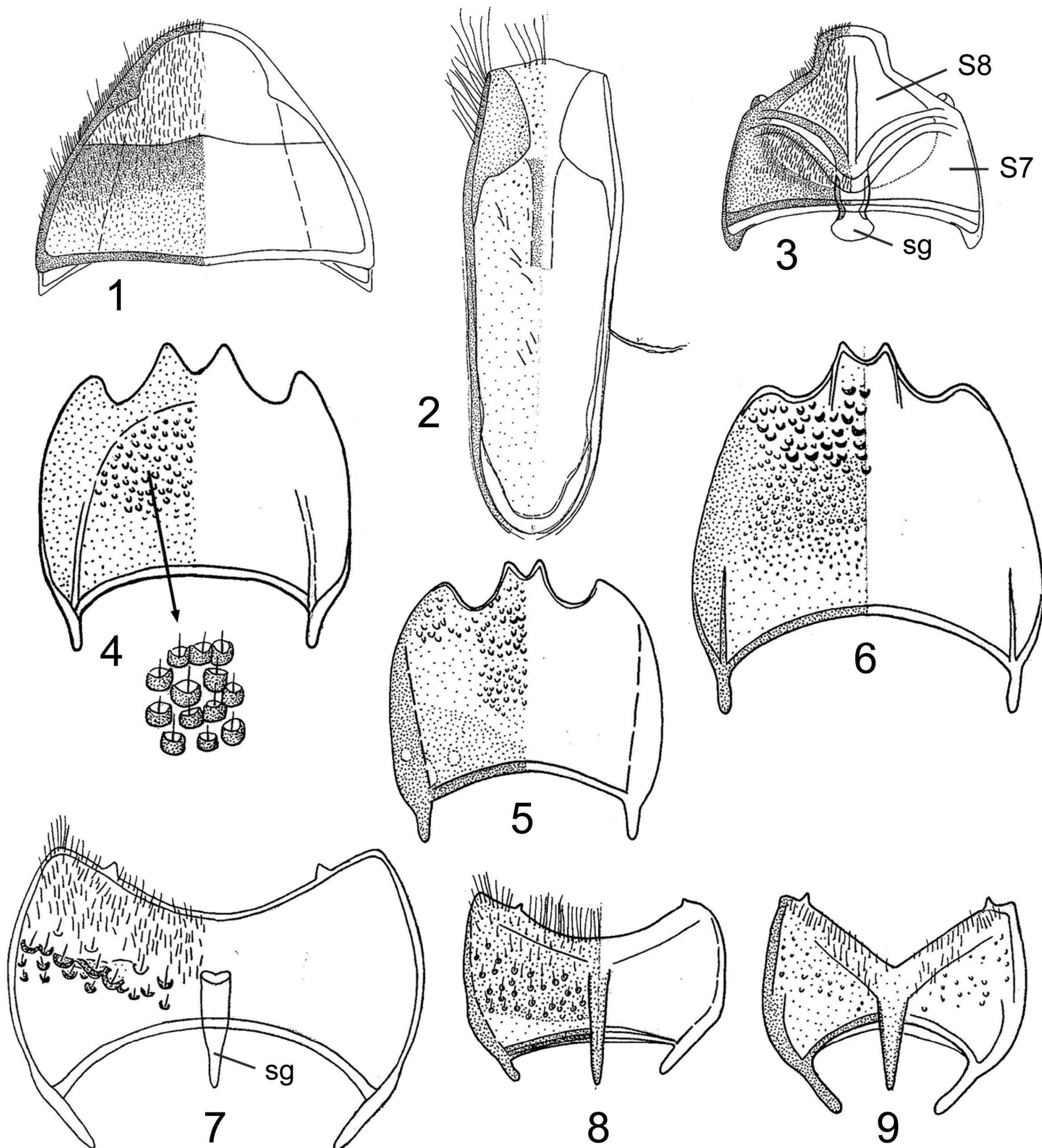


Fig. 1-9. – Derniers tergites et sternites du gastre de quelques espèces de Masarinae, le bord postérieur tourné vers le haut. L'intensité de la sclérification est notée par un pointillé plus ou moins dense, la pilosité représentée de façon semi-schématique, généralement d'un seul côté. – 1-3, *Ceramius tuberculifer* Saussure : 1, tergite 7 du gastre ; 2, tergite 8 ; 3, sternite 7+8. – 4-6, Tergite 7 : 4, *Celonites abbreviatus* (Villers) (avec détail des cupules) ; 5, *C . afer* Lepeletier ; 6 , *C. mayeti* Richards. – 7-9, Sternite 7+8 : 7, *Celonites abbreviatus* (Villers) ; 8, *C. afer* Lepeletier ; 9, *C. mayeti* Richards. (*S7, S8,* sternites 7 et 8 du gastre ; *sg*, *spiculum gastrale*).

distale, ainsi que la valve pénienne sur toute sa longueur, sont munies de nombreux conules ou spinules de différentes tailles. Un examen à fort grandissement montre que chaque spinule ou conule s'insère dans une embase circulaire prolongée du côté interne par un court canalicule. A sa partie basale, chaque valve pénienne s'élargit en un lobe ventral saillant, triangulaire. Du côté dorsal les valves péniennes se prolongent par un court processus médian pointu, qui ressemble à une amorce de plaque basale, telle qu'on la connaît chez les Eumeninae. L'apodème basal de chaque valve pénienne est relativement court et large, arqué.

Les genitalia mâles de *C. lusitanicus* et de *C. maroccanus* sont peu différents de ceux de *C. tuberculifer* (fig. 12, 14). On remarque, chez *C. lusitanicus*, que la base renflée de la tête de l'aedeagus porte des conules plus grands que les nombreux spinules qui recouvrent les valves péniennes (fig. 13). Chez *C. maroccanus*, les valves sont rétrécies apicalement et munies de spinules plus étroits (fig. 15). Chez *C. auctus*, les volselles sont plus développées et le lobe distal, assimilé à un digitus, a la forme d'un disque ovale rattaché au corps volsellaire par un pédoncule rétréci pourvu d'un renforcement longitudinal (fig. 16). Le digitus porte de nombreuses soies, plus denses du côté médial, plus espacées et plus longues du côté latéral. La partie latérale de la volselle se présente comme un lobe triangulaire membraneux qui semble correspondre à une cuspis. Les valves péniennes forment chacune une grande lame sclérifiée munie de nombreux conules ou spinules microscopiques (fig. 17). A sa base, chaque valve pénienne se prolonge par un lobe ventral formant une saillie pointue à l'extrémité,

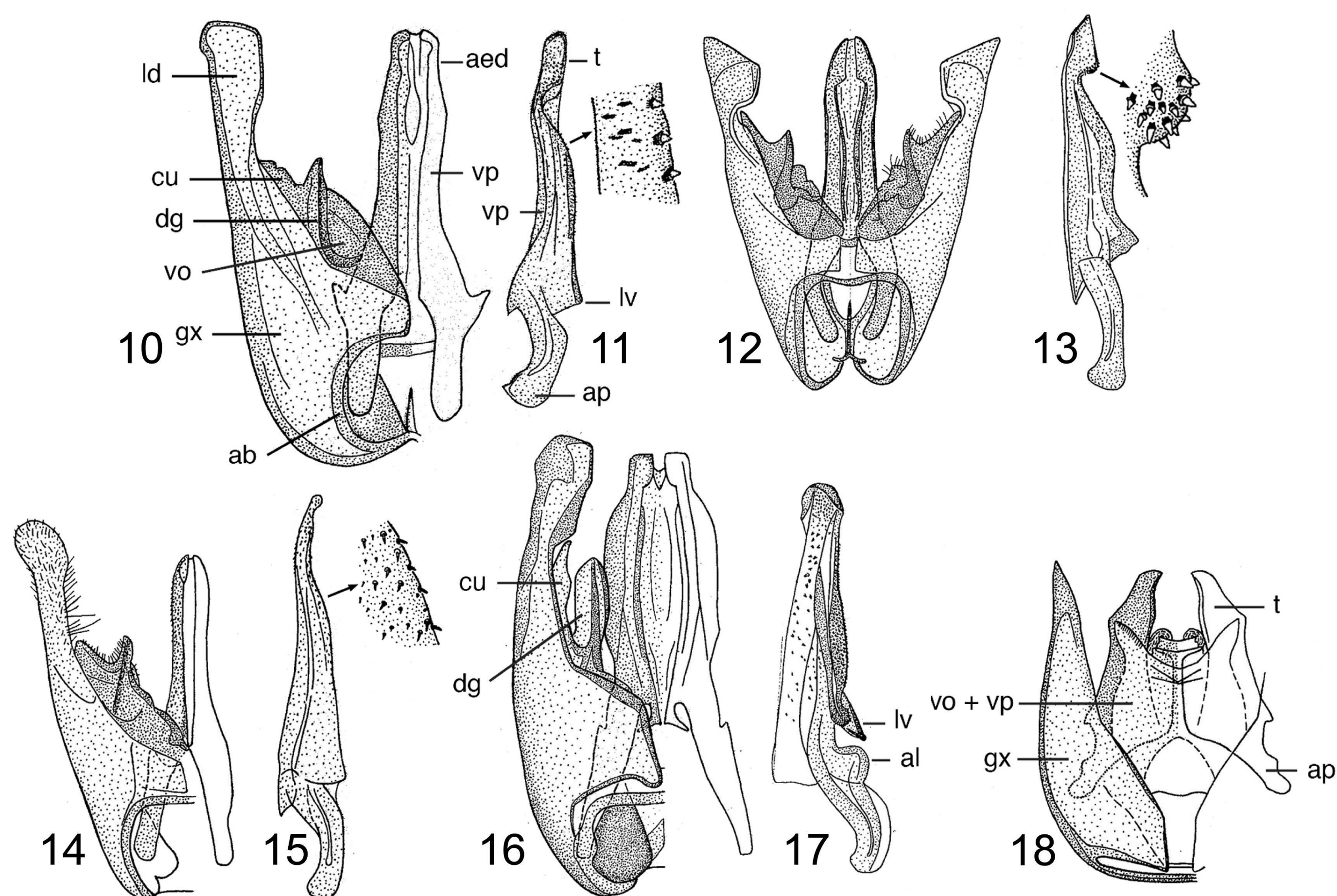


Fig. 10-18. – Genitalia mâles en vue ventrale, semi-schématisés. Sur les fig. 10, 14, 16 et 18, seul le gonocoxite droit a été représenté. L'aedeagus figure en entier sur les dessins d'ensemble, puis isolé en vue latérale, avec détail des spinules de la valve pénienne. – 10-11, *Ceramius tuberculifer* Saussure. – 12-13, *Ceramius lusitanicus* Klug. – 14-15, *Ceramius maroccanus* Giordani Soika. – 16-17, *Ceramius auctus* (Fabricius). – 18, *Ceramius fonscolombei* Latreille. (*ab*, anneau basal ; *al*, apophyse latérale de l'apodème basal ; *ap*, apodème basal de l'aedeagus ; *cu*, cuspis ; *dg*, digitus ; *gx*, gonocoxite ; *ld*, lobe distal du gonocoxite ; *lv*, lobe ventral de la valve pénienne ; *t*, tête de l'aedeagus ; *vo*, corps volsellaire ; *vp*, valve pénienne).

beaucoup plus développée que chez *C. tuberculifer*. L'apodème basal de chaque valve pénienne est assez court et aplati, fortement arqué ; il est pourvu à sa base d'une grande apophyse latérale qui apparaît triangulaire ou arrondie selon l'angle d'observation.

Les genitalia mâles de *C. fonscolombei* sont très différents de ceux des autres espèces examinées ici. Chaque gonocoxite comporte une large plaque basale qui se rétrécit progressivement vers l'extrémité ; il n'existe pas de lobe distal différencié (fig. 18). Toute la partie médiane des genitalia est occupée par une structure complexe, formant une large plaque transverse, d'interprétation morphologique délicate. Dans l'hypothèse retenue ici, cette structure complexe résulte de l'union des volselles et de l'aedeagus. Le corps volsellaire n'est pas clairement délimité ; il est probablement accolé à la valve pénienne du même côté et soudé au bord ventral du gonocoxite correspondant. La partie médiane du complexe forme une petite plaque rectangulaire à angles aigus. Cette plaque porte sur sa face dorsale une paire de formations membraneuses arrondies, à paroi plissée, dont seule l'extrémité apicale est visible sur la fig. 18. Cette formation membraneuse pourrait correspondre à un lobe médial, ou digitus, tandis qu'un processus triangulaire, placé plus latéralement, serait l'équivalent de la cuspis. Les valves péniennes sont fortement aplaties et rapprochées du plan médian, ou même soudées entre elles. Chaque valve pénienne porte distalement un grand lobe triangulaire, qui semble correspondre à la tête de l'aedeagus. Les apodèmes basaux sont courts et aplatis, divergents.

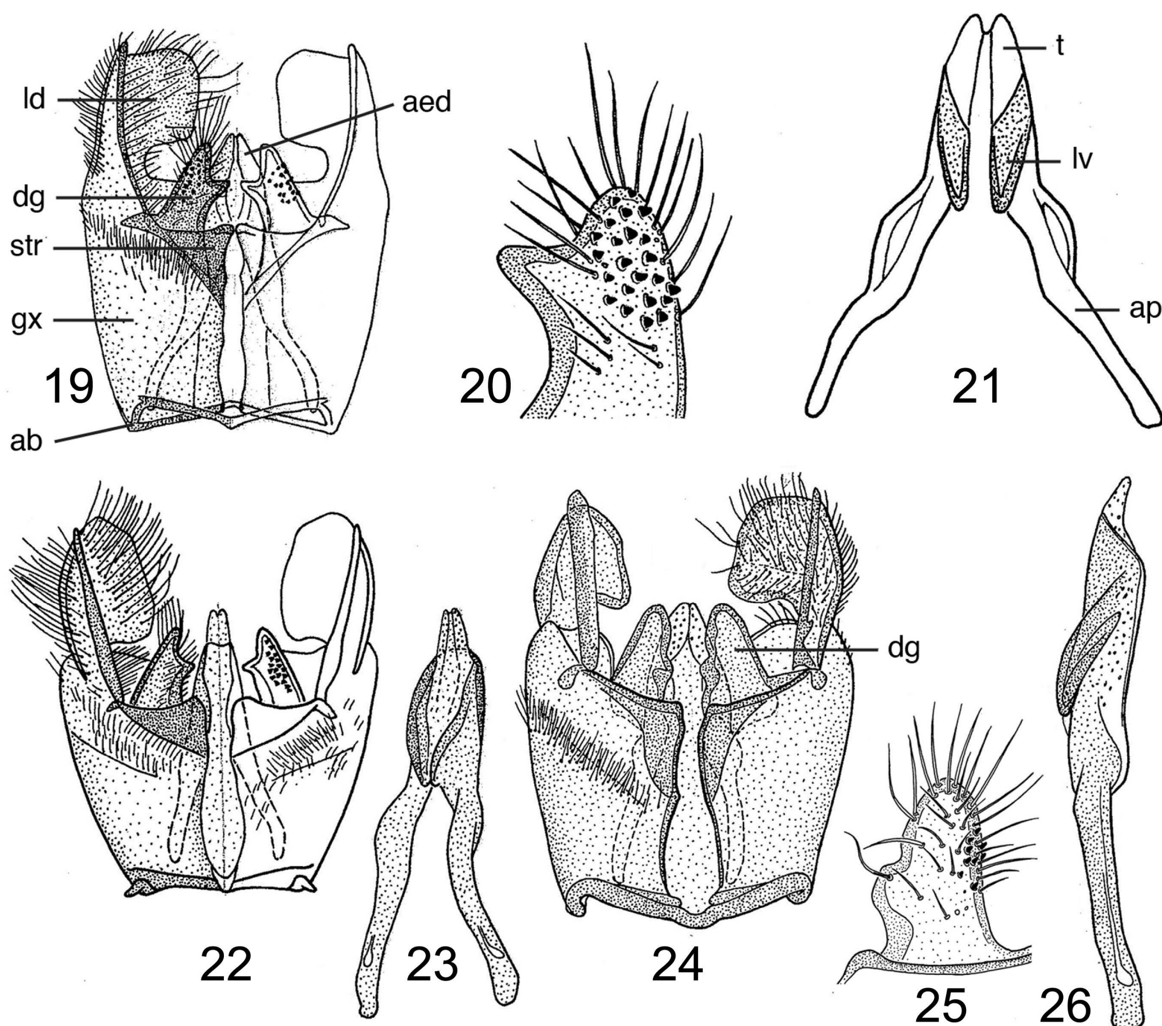


Fig. 19-26. – Genitalia mâles, vue ventrale. – 19-21, *Celonites abbreviatus* (Villers) : 19, genitalia mâles ; 20, détail du digitus ; 21, aedeagus. – 22-23, *Celonites afer* Lepeletier : 22, genitalia mâles ; 23, aedeagus. – 24-26, *Celonites mayeti* Richards : 24, genitalia mâles ; 25, détail du digitus ; 26, aedeagus. (*ab*, anneau basal ; *aed*, aedeagus ; *ap*, apodème basal de l'aedeagus ; *dg*, digitus ; *gx*, gonocoxite ; *ld*, lobe distal du gonocoxite ; *lv*, lobe ventral de la valve pénienne ; *str*, sclérite triangulaire à l'angle distal interne du gonocoxite ; *t*, tête de l'aedeagus).

Celonites Latreille, 1802. Chez *C. abbreviatus*, l'anneau basal est indistinct, entièrement soudé à la base des gonocoxites. Les deux gonocoxites forment ensemble une structure rectangulaire à peu près aussi large que longue. Chaque gonocoxite est un grand sclérite demi-cylindrique qui se prolonge, après rétrécissement, par un grand lobe distal très développé médialement, à bord interne largement arrondi (fig. 19). L'angle distal interne de chaque gonocoxite forme un grand sclérite triangulaire, fortement sclérifié, qui se prolonge par une forte crête le long du lobe distal, l'extrémité de la crête formant une petite saillie pointue. Une bande transverse un peu oblique, composée de plusieurs rangées de soies, se trouve à peu près au milieu de la face ventrale de chaque gonocoxite. Des soies plus longues sont insérées sur le lobe distal et sur la crête longitudinale. La volselle comporte un corps volsellaire mal délimité, dont la base élargie s'insère sur le bord ventral du gonocoxite. Le corps volsellaire porte un seul lobe sclérifié, conique, arrondi à son extrémité et pourvu d'un processus médial saillant. Ce lobe, qui est muni de longues soies et, sur sa face dorsale, d'un groupe de 15 à 20 conules brun foncé, correspond probablement à un digitus (fig. 20) ; il n'y a pas trace de lobe externe, ou cuspis. L'aedeagus est à peine plus long que les lobes volsellaires, mais beaucoup plus court que les lobes distaux des gonocoxites. La partie distale (tête) de chaque valve pénienne est allongée, ses bords latéraux renforcés, dépourvus de spinules, se prolongent par un lobe ventral triangulaire. Les apodèmes basaux de l'aedeagus sont assez étroits et allongés, fortement divergents vers la base (fig. 21).

Les genitalia mâles des deux autres espèces de *Celonites* examinées ici sont peu différents de ceux de *C. abbreviatus*. Chez *C. afer*, le sclérite triangulaire à l'angle interne de chaque gonocoxite est plus arrondi, moins saillant (fig. 22-23). Le lobe distal du gonocoxite est un peu plus allongé, avec une pilosité plus longue. Chez *C. mayeti* (fig. 24-26), le lobe distal du gonocoxite est soutenu par une forte crête sclérifiée, saillante à l'apex ; les soies du lobe distal sont assez courtes et peu denses. Le lobe volsellaire (digitus ?) de *C. mayeti* est assez allongé, avec une apophyse médiale à peine saillante.

Jugurtia Saussure, 1854. Les genitalia mâles de *J. dispar* ont une structure très différente de celle des genres précédents. L'anneau basal est court, mais complet et distinctement séparé des gonocoxites. Ceux-ci sont allongés, à côtés subparallèles, l'extrémité un peu rétrécie et arrondie (fig. 27). Il n'y a pas de séparation entre le gonocoxite proprement dit et un lobe distal, celui-ci couvert de nombreuses soies courtes. Le corps volsellaire allongé, à côtés subparallèles, est nettement distinct du gonocoxite correspondant. Distalement, le corps volsellaire porte deux lobes (fig. 28), un long lobe interne (digitus ?) et un lobe externe plus court (cuspis ?). Les deux lobes portent de nombreuses soies, celles du lobe interne plus longues ; en outre ce lobe est muni d'une dizaine de conules bruns. L'aedeagus a une forme conique, il est un peu plus long que les lobes volsellaires, mais plus court que les gonocoxites. La partie moyenne de chaque valve pénienne est munie d'un fort lobe ventral sclérifié qui, en vue latérale, a la forme d'un crochet à pointe dirigée vers la base de l'aedeagus (fig. 29). Les apodèmes basaux sont assez courts, presque rectilignes, et rétrécis à leur extrémité. Il existe en plus un sclérite médio-ventral de l'aedeagus, placé entre les apodèmes basaux droit et gauche ; il forme une baguette allongée, brièvement bifurquée à sa base et fendue au milieu de son extrémité apicale.

Masaris Fabricius, 1793. Chez *M. vespiformis*, l'anneau basal est court mais distinctement séparé des gonocoxites. Ceux-ci sont allongés, chaque gonocoxite prolongé par un lobe distal à côtés parallèles, arrondi à l'extrémité, en continuité avec le gonocoxite (fig. 30). Chaque volselle présente une partie basale, ou corps volsellaire, entièrement soudée au gonocoxite correspondant, et un grand lobe distal triangulaire, parcouru d'une crête longitudinale sclérifiée. Ce lobe distal est muni de soies raides et de minuscules sensilles circulaires ; par sa position,

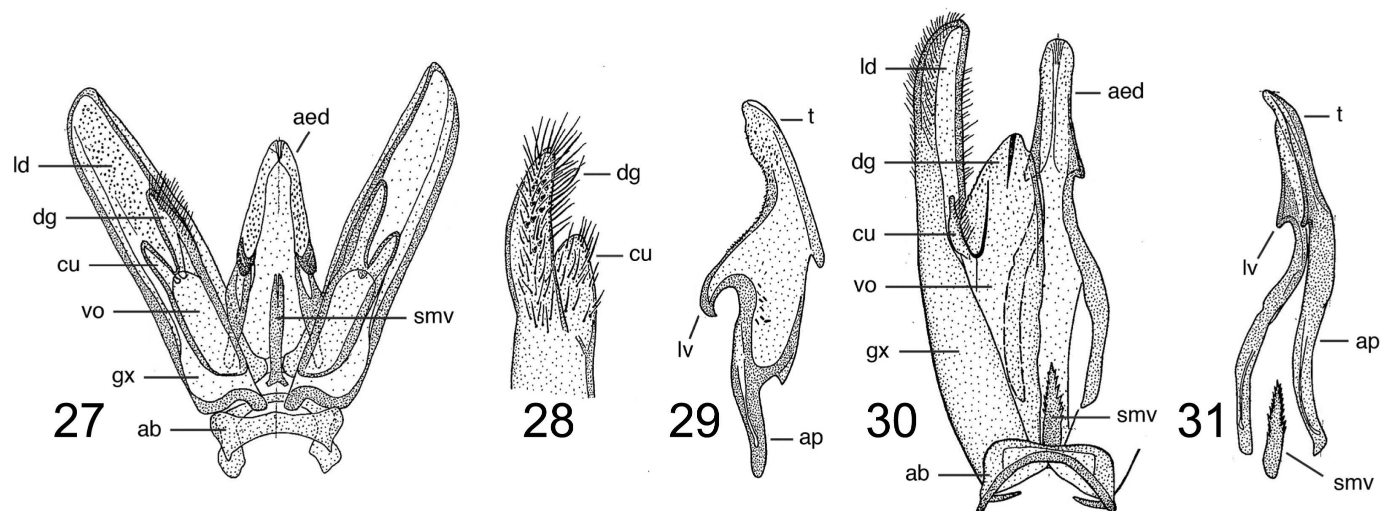


Fig. 27-31. – Genitalia mâles, vue ventrale. – 27-29, *Jugurtia dispar* (Dufour) : 27, genitalia mâles ; 28, détail des deux lobes apicaux de la volselle ; 29, valve pénienne en vue latérale. – 30-31, *Masaris vespiformis* Fabricius : 30, gonocoxite droit et aedeagus ; 31, aedeagus en vue latéro-ventrale. (*ab*, anneau basal ; *aed*, aedeagus ; *ap*, apodème basal de l'aedeagus *;* *cu*, cuspis ; *dg*, digitus ; *gx*, gonocoxite ; *ld*, lobe distal du gonocoxite ; *lv*, lobe ventral de la valve pénienne ; *smv*, sclérite médio-ventral de l'aedeagus ; *t*, tête de l'aedeagus ; *vo*, corps volsellaire).

il semble correspondre au digitus, tandis qu'un petit lobe membraneux, effilé à son extrémité et placé plus latéralement, représente probablement la cuspis. L'aedeagus atteint presque l'extrémité des lobes distaux des gonocoxites ; sa partie distale est faite des deux valves péniennes réunies, renforcées sur leurs bords latéro-ventraux, chaque valve élargie au niveau d'un lobe ventral triangulaire à pointe arrondie (fig. 31). Les apodèmes basaux de l'aedeagus sont particulièrement allongés, faiblement arqués et peu divergents. Entre les deux apodèmes basaux se trouve un sclérite médio-ventral, comparable à celui présent chez *Jugurtia* ; chez *Masaris*, il forme une baguette allongée, dentée sur les bords de sa partie distale et pointue à l'extrémité.

Discussion

Les derniers segments du gastre. – Le dernier tergite apparent du gastre des Masarinae, le tergite 7 (tergite abdominal VIII), est une grande plaque convexe, dont la forme varie selon les genres et les espèces. Dans le genre *Celonites* par exemple, le bord postérieur du tergite 7 peut-être tronqué, ou plus ou moins fortement échancré [voir les figures données par Richards (1962)], ou encore, comme dans les trois espèces examinées ici, il présente une saillie médiane échancrée dont les deux lobes sont plus ou moins rapprochés. Le tergite 8 du gastre forme une petite plaque ovale faiblement sclérifiée.

Le dernier sternite apparent du gastre résulte de l'union des sternites 7 et 8 (sternites abdominaux VIII et IX). Les deux sternites sont rapprochés mais encore distincts chez *Ceramius* par exemple, ils sont confondus dans d'autres genres, comme *Celonites*. La forme du bord postérieur du sternite 7+8 varie selon les espèces, notamment chez *Celonites* ; ce bord peut être saillant, ou rectiligne, ou plus ou moins fortement échancré. La pilosité du bord postérieur du sternite 8 est également variable. Enfin le *spiculum gastrale* varie de court et large à étroit et allongé, selon les espèces. Ainsi l'examen des derniers tergites et sternites du gastre peut fournir d'intéressants caractères utilisables en systématique.

Les genitalia mâles. – Nos observations sur les genitalia mâles des Masarinae, ajoutées à celles publiées par d'autres auteurs, principalement par Richards (1962), mettent en évidence d'importantes variations structurales selon les genres et selon les espèces. Mais une comparaison entre différentes publications est parfois délicate, car la terminologie adoptée par les auteurs pour désigner les différents éléments de la capsule phallique des Masarinae, et plus généralement

celle des Aculeata, peut différer selon l'interprétation morphologique retenue. La plupart des auteurs, comme RICHARDS (1956, 1962) et CHARNLEY (1973), ont conservé la nomenclature de SNODGRASS (1941) qui est étendue à l'ensemble des Hyménoptères et repose principalement sur d'anciennes données embryologiques. La nomenclature retenue dans la présente note s'appuie sur la morphologie comparée des Insectes, remontant jusqu'aux Insectes primitifs que sont les Archaeognatha ; ces données morphologiques plaident en faveur de l'origine appendiculaire des pièces génitales externes (BITSCH, 1979) et justifient les termes de gonocoxites et gonostyles donnés aux pièces nommées plaques paramérales et paramères par SNODGRASS (1941). Dans ses études détaillées sur plusieurs espèces du genre *Ceramius*, MAUSS (1996, 1998) a utilisé une tout autre terminologie, proche de celle employée par BIRKET-SMITH (1981) pour le genre *Dorylus* (Formicoidea), elle-même dérivée de la terminologie autrefois proposée par BOULANGÉ (1924) pour les Chalastrogastres (Tenthredinoidea). Par exemple, MAUSS désigne sous les noms de stipes et harpide les structures que je nomme respectivement gonocoxite et lobe distal du gonocoxite (voir tableau I).

La position particulière des Euparagiinae et des Gayellinae se traduit notamment par une structure des genitalia mâles différente de celle des Masarinae *sensu* Richards. Chez les Euparagiinae, qui comportent le seul genre *Euparagia* Cresson, 1879, d'Amérique du Nord, l'anneau basal est court, mais distinct des gonocoxites ; ceux-ci sont puissants et portent chacun un gonostyle de longueur moyenne, articulé à sa base et recourbé en crochet à l'apex. La volselle présente apparemment une structure complexe, avec un digitus distinct et peut-être une cuspis peu développée. L'aedeagus est allongé, sa partie distale à bords parallèles ; les apodèmes basaux paraissent allongés et faiblement divergents. Une étude plus précise serait nécessaire pour une meilleure interprétaion morphologique. Les Gayellinae (ou Gayellini) comportent deux genres d'Amérique, *Gayella* Spinola, 1851, et *Paramasaris* Cameron, 1901, selon RICHARDS (1962). Leurs genitalia mâles sont très différents de ceux des autres Masaridae. L'anneau basal est grand, plus long que large chez *Paramasaris*, séparé des gonocoxites. Ceux-ci sont de forme allongée ; ils portent chacun à leur apex un gonostyle ("parameral spine") long et rectiligne. La volselle paraît comporter un corps volsellaire soudé au gonocoxite correspondant et deux lobes distaux, un digitus arrondi à l'extrémité et une cuspis triangulaire. L'aedeagus montre une partie distale assez large et une paire d'apodèmes basaux allongés et peu divergents. Ici encore, une étude plus détaillée serait souhaitable. Néanmoins il est clair que la structure des genitalia mâles des Gayellinae présente des caractères morphologiques plésiomorphes, notamment l'anneau basal très développé et les gonostyles en forme de longues épines qui rappellent le cas des Eumeninae.

Dans les autres genres de Masarinae *s. str.*, on note aussi des variations morphologiques, selon les genres et parfois selon les espèces, dans les différents éléments qui composent les genitalia mâles. Voici, résumées, quelques remarques à ce sujet.

Anneau basal. Dans plusieurs genres, tels que *Rolandia* Richards, 1962, *Trimeria* Saussure, 1854, *Quartinia* André, 1884, *Jugurtia* et *Masaris*, l'anneau basal se présente sous forme d'un sclérite très court, interrompu dorsalement, distinctement séparé des gonocoxites. Dans d'autres genres, comme chez *Paragia* Shuckard, 1837, et *Ceramius*, l'anneau basal (nommé cupula par MAUSS chez *Ceramius*), est de taille encore plus réduite et plus ou moins soudé aux gonocoxites. Chez *Celonites*, l'anneau basal n'est plus distinct, il est intimement soudé aux gonocoxites.

Gonocoxites et lobes distaux. Dans le genre *Ceramius*, les gonocoxites (parameres de Snodgrass, stipites de Mauss) sont puissants, ils possèdent chacun un grand lobe ventral ["ventral plate of stipes" de MAUSS (1996)] et ils sont terminés par un lobe distal (harpide de Mauss) plus ou moins élargi et muni de soies. Ce lobe distal est soudé à sa base au gono-

coxite, non articulé sur lui, contrairement au gonostyle des Gayellinae et des Eumeninae. La forme de ce lobe distal varie selon les espèces de *Ceramius* (RICHARDS, 1962 ; MAUSS, 1996). Chez *Ceramius fonscolombei* et deux espèces voisines (*C. caucasicus* André, 1884, et *C. bureschi* Atanassov, 1938), chaque gonocoxite est rétréci distalement et se termine en pointe, sans former un lobe apical distinct. Chez *Celonites,* les gonocoxites sont larges et munis d'une crête oblique qui se prolonge de chaque côté sur un lobe distal très élargi et pileux. La forme et la chétotaxie des gonocoxites et des lobes distaux sont assez variables dans le détail, pouvant fournir des caractères spécifiques intéressants [voir les dessins de RICHARDS (1962) et les micrographies présentées par GESS (2007)].

Volselles. Chez la plupart des Masarinae, les volselles sont reconnaissables, bien que réduites et pourvues de processus distaux difficiles à interpréter. Chez *Ceramius tuberculifer*, *C. lusitanicus* et *C. maroccanus*, le corps volsellaire, largement soudé au gonocoxite correspondant, porte un lobe distal, soutenu par une carène longitudinale ; ce lobe paraît correspondre à un digitus, tandis que la cuspis est sans doute représentée par une partie latérale membraneuse, plus ou moins triangulaire. Chez *C. auctus* le corps volsellaire, très réduit et soudé au gonocoxite, porte un grand lobe pédonculé soutenu par une carène longitudinale. Ce grand lobe, considéré comme un digitus, est accompagné d'un lobe latéral triangulaire qui est probablement l'homologue d'une cuspis. Chez *C. beyeri* Brauns, 1903, on trouve un type différent de volselle, avec un digitus très allongé et une courte cuspis. L'étude de MAUSS (1996) sur les genitalia mâles de *C. palaestinensis* (Giordani Soika, 1957) montre que les volselles ont une structure voisine de celles de *C. tuberculifer* : le corps volsellaire est uni au bord médio-ventral du gonocoxite (plaque ventrale du stipes, selon MAUSS) ; il présente une légère saillie distale qui, selon moi, pourrait correspondre à un digitus réduit. Dans son étude de 1998 sur *C. auctus* et *C. beaumonti* (Giordani Soika, 1957), MAUSS présente une structure des volselles semblable à celle que j'ai observée chez *C. auctus*, mais, à l'inverse de mon interprétation, il considère le grand lobe volsellaire médial, renforcé par un sclérite longitudinal, comme équivalent à une cuspis, et le petit processus conique plus latéral comme un digitus.

Ceramius fonscolombei et deux espèces voisines réunies par RICHARDS (1962) dans un groupe particulier d'espèces (groupe I), présentent des volselles très différentes, entièrement soudées à l'aedeagus, formant une structure composite d'interprétation difficile (voir plus loin à propos de l'aedeagus).

Chez les *Celonites* étudiés ici, le corps volsellaire, mal délimité, porte un seul grand lobe conique muni de soies et de conules, qui correspond probablement à un digitus ; on ne trouve pas trace de cuspis. Les dessins de genitalia mâles donnés par RICHARDS (1962) pour différentes espèces de *Celonites,* sont conformes à nos observations, mais RICHARDS ne cherche pas à homologuer le lobe volsellaire distal. Les figures montrent que la forme de ce lobe et celle d'un processus qu'il porte médialement, ainsi que leur pilosité, varient selon les espèces. Des faits semblables découlent de l'examen des micrographies données par GESS (2007) pour différentes espèces sud-africaines, même si la structure des volselles est en partie cachée par la pilosité qui peut prendre un grand développement.

Chez *Jugurtia dispar*, la volselle présente une structure apparemment plésiomorphe, avec un corps volsellaire très allongé, distinct du gonocoxite correspondant, portant deux lobes allongés qui peuvent être assimilés à un digitus médial et à une cuspis latérale. Une structure semblable existe chez deux autres espèces, *J. confusa* Richards, 1962, et *J. oraniensis* (Lepeletier, 1841), dont les genitalia ont été figurés par RICHARDS (1962). Le corps volsellaire allongé de *Masaris vespiformis,* largement soudé au bord médio-ventral du gonocoxite, porte un grand lobe distal qui correspond probablement au digitus, et un lobe latéral membraneux très réduit qui pourrait représenter la cuspis.

Aedeagus. Dans les trois premières espèces de *Ceramius* examinées ici, *C. tuberculifer*, *C. lusitanicus* et *C. maroccanus*, l'aedeagus est allongé, fait de deux valves péniennes subparallèles séparées, munies de nombreux spinules et de conules dont la taille et la forme varient légèrement selon la position et selon l'espèce. Chaque valve pénienne s'élargit en un lobe ventral triangulaire. Les apodèmes basaux sont courts et larges. Une structure semblable de l'aedeagus existe chez *C. auctus*, mais le lobe ventral de chaque valve pénienne est plus développé, formant un processus saillant arqué à son extrémité. D'une manière générale, on note d'importantes variations spécifiques dans la forme de la partie distale des valves péniennes. L'aedeagus de *C. palestinensis*, représenté par MAUSS (1996), ressemble à celui de *C. tuberculifer*, mais son extrémité est élargie et aplatie. Les observations de MAUSS (1998) sur *C. auctus* correspondent exactement aux nôtres, bien que la terminologie soit différente (*cf.* tableau I). Il compare les genitalia mâles de *Ceramius auctus* à ceux de *C. beaumonti* ; les deux capsules phalliques sont presque identiques, mais des analyses morphométriques réalisées par MAUSS (1998) permettent de séparer 92,5% des mâles des deux espèces.

L'aedeagus de *C. fonscolombei* a une structure très différente, par suite de son union probable avec les volselles. Dans cette espèce les valves péniennes sont aplaties, rapprochées l'une de l'autre, et chacune porte un grand lobe distal triangulaire qui semble correspondre à la tête de la valve. C'est en particulier cette structure différente de l'aedeagus et des volselles qui a conduit RICHARDS (1962) à placer *C. fonscolombei* et deux autres espèces voisines dans un groupe distinct au sein du genre *Ceramius*. On peut noter aussi que les espèces du groupe *fonscolombei* possèdent des glandes accessoires de l'appareil génital mâle très développées et montrent un comportement copulateur un peu différent de celui des autres *Ceramius* (MAUSS & BERGER, 2000 ; MAUSS *et al.*, 2006).

Chez les différentes espèces de *Celonites* examinées ici, l'aedeagus présente des caractéristiques communes. La partie distale est assez courte, chaque valve pénienne élargie en un lobe ventral plus ou moins saillant. Les apodèmes basaux sont longs et étroits, fortement divergents. Ces caractères valent également pour les nombreuses espèces de *Celonites* observées par RICHARDS (1962), GUSENLEITNER (1997) et GESS (2007).

Tableau I. – Terminologie comparée des genitalia mâles de différents Hymenoptera, selon les auteurs.

SNODGRASS (1941)	MICHENER (1956)	RICHARDS (1962)	MAUSS (1996, 1998)	présent article
Hymenoptera Vespoidea	**Hymenoptera Aculeata**	**Masaridae**	**Masarinae**	**Masarinae**
basal ring	gonobase	basal ring	cupula	anneau basal
parameral plate	gonocoxite	paramere	stipes	gonocoxite
paramere	gonostylus	parameral lobe	harpide	lobe distal du gonocoxite
lamina volsellaris	volsella	volsella	volsella	corps volsellaire
digitus	digitus	digitus	flat lobe of volsella	digitus
cuspis	cuspis	cuspis		cuspis
aedeagus	penis	aedeagus	aedoeagus	aedeagus
dorsal rod of aedeagus	penis valves	penis valve	thyrsos	valve pénienne
			uncus thyrsos	lobe ventral de la valve pénienne
basal apodeme of aedeagus	apodemes of penis valves	aedeagal apodeme	apodema thyrsos	apodème basal de la valve pénienne
ergot	ergot		ergot	apophyse latérale de l'apodème basal

Dans le genre *Jugurtia* l'aedeagus est assez court et conique, chaque valve pénienne est pourvue d'une lobe ventral très développé en forme de crochet ; les apodèmes basaux sont assez courts. Il existe en plus, au moins chez *J. dispar*, une baguette sclérifiée médio-ventrale, placée entre les apodèmes basaux droit et gauche. On ne connaît pas la valeur morphologique de cette sclérification, qui est également présente dans le genre *Masaris* et qui rappelle les petits sclérites, situés à un emplacement comparable, notés chez certains Eumeninae comme *Odynerus* Latreille, 1802, et *Paragymnomerus* Blüthgen, 1938 (BITSCH, 2012). Chez *Masaris vespiformis*, la partie distale de l'aedeagus est assez allongée, les deux valves péniennes très rapprochées, chacune formant un lobe basal saillant à son extrémité ; les apodèmes basaux sont très longs, faiblement arqués et peu divergents.

CONCLUSION

Il apparaît que les diverses pièces sclérifiées qui constituent les derniers segments du gastre et la capsule phallique des Masarinae présentent une grande diversité morphologique : leur forme, leur structure et leur chétotaxie varient selon les genres et les espèces. Les modifications qui affectent en particulier les volselles et l'aedeagus rendent parfois difficile l'établissement d'homologies entre les différentes pièces, de sorte qu'il ne semble pas possible, en utilisant les seuls caractères morphologiques, de tracer des lignes évolutives au sein de la sous-famille. Mais l'examen détaillé des structures génitales externes des mâles doit fournir des caractères précis utilisables en systématique, en tenant compte non seulement des formes, mais aussi des proportions (des analyses morphométriques apparaissent parfois nécessaires pour séparer des espèces voisines) et de la chétotaxie.

AUTEURS CITÉS

BIRKET-SMITH S. J. R., 1981. – The male genitalia of Hymenoptera - a review based on morphology in Dorylidae (Formicoidea). *Entomologica Scandinavica, Supplement*, **15** : 377-397.

BITSCH J., 1979. – Morphologie abdominale des Insectes (p. 291-578). *In* : Grassé P.-P. (éd.), *Traité de Zoologie*, **8** (2), 600 p.

—— 2012. – Morphologie comparée des derniers segments du gastre et des genitalia mâles des Vespidae. 1. Sous-famille des Eumeninae (Hymenoptera). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **117** (2) : 199-218.

BOULANGÉ H., 1924. – Recherches sur l'appareil copulateur des Hyménoptères et spécialement des Chalastogastres. *Mémoires et Travaux des Facultés catholiques de Lille*, **28** : 1-444.

CARPENTER J. M., 1982. – The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology*, **7** (1) : 11-38.

CHARNLEY H. W., 1973. – The value of the propodeal orifice and the phallic capsule in vespid taxonomy (Hymenoptera, Vespidae). *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences*, **26** : 1-79.

GESS F. W., 1997. – Contributions to knowledge of *Ceramius* Latreille, *Celonites* Latreille, *Jugurtia* Saussure and *Masarina* Richards (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) in South Africa. *Journal of Hymenoptera Research*, **6** (1) : 36-74.

—— 1998. – *Priscomasaris namibiensis* Gess, a new genus and species of Masarinae (Hymenoptera: Vespidae) from Namibia, Southern Africa, with a discussion of its position within the subfamily. *Journal of Hymenoptera Research*, **7** (2) : 296-304.

—— 2007. – Four new species of the wasp genus *Celonites* Latreille, 1802 (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) from south-western Africa, designation of neotype for *C. michaelseni* von Schulthess, 1923, species representation in Namibia, and key to species occurring in Namibia. *Journal of Hymenoptera Research*, **16** (1) : 11-29.

GUSENLEITNER J., 1973. – Ueber Masaridae aus dem nahen Osten (Vespoidea, Hymenoptera). *Bollettino del Museo civico di Storia naturale di Venezia*, **24** : 55-69.

GUSENLEITNER J., 1990. – Die bisher bekannten nordafrikanischen Arten der Gattung *Ceramius* Latreille 1810 (Hymenoptera, Vespoidea, Masaridae). *Linzer biologische Beiträge,* **22** (2) : 565-570.

—— 1997. – Die europäischen Arten der Gattung *Celonites* Latreille, 1802 (Hymenoptera, Masaridae). *Linzer biologische Beiträge,* **29** (1) : 109-115.

MAUSS V., 1996. – Morphological characters of *Ceramius palaestinensis* (Giordani Soika, 1957) Gusenleitner 1992 (Hymenoptera, Vespidae, Masarinae) and considerations about its phylogenetic position. *Linzer biologische Beiträge,* **28** (2) : 953-966.

—— 1998. – The identity and distribution of *Ceramius auctus* (Fabricius, 1804) Vecht, 1970 (= *Ceramius spiricornis* Saussure, 1854, syn. nov.) and *Ceramius beaumonti* (Giordani Soika, 1957) Richards, 1962 (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.),* **34** (2) : 163-183.

MAUSS V. & BERGER A., 2000. – Funktion von Strukturen des Exoskeletts und des Genitalapparates der Männchen verschiedener *Ceramiu*s-Arten (Hymenoptera, Vespidae, Masarinae) während der Kopulation. *Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie,* **12** (1-6) : 485-488.

MAUSS V., MÜLLER A., PROSI R. & YILDIRIM E., 2006. – Evolution bionomischer Merkmale innerhalb der Artgruppe 1 der Pollenwespen Gattung *Ceramius* (Hymenoptera, Vespidae, Masarinae). *Beiträge der Hymenopterologen-Tagung in Stuttgart,* (6.-8.10.2006) : 24-25.

MICHENER C. D., 1956. – Hymenoptera (p. 131-141). *In* : Tuxen S. L. (éd.), *Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects*. Copenhage, E. Munksgaard, 283 p. (première édition).

RICHARDS O. W., 1956. – Hymenoptera, introduction and keys to families. *Handbooks for the identification of British Insects,* **6** (1) : 1-94.

—— 1962. – *A revisional study of the Masarid wasps (Hymenoptera, Vespoidea).* London, British Museum (Natural History), vii + 294 pp.

—— 1963. – New species of *Ceramius* Latreille (Hymenoptera Vespoidea) allied to *Ceramius lusitanicus* Klug. *Zoologische Mededelingen,* **38** (13) : 213-220.

SNODGRASS R. E., 1941. – The male genitalia of Hymenoptera. *Smithsonian Miscellaneous Collections,* **99** (14) : 1-86 + 33 pl.
